Kreuzungsversuche mit Canna-Varietäten

von

J. A. HONING (Medan, Sumatra).

Das Material für die ersten Versuche hat Anfang 1910 mein javanischer Gärtner mir besorgt, als er zwei *Canna*-Varietäten in dem Garten pflanzte, welche er nicht weit von einander am hohen Ufer des Deli-Flusses gefunden hatte.

Die eine Varietät hatte rein grüne Blätter, kleine rote Blüten an grünen Stengeln mit grünen Hochblättern, und grüne Früchte. Sie stimmt genau überein mit der *Canna indica*, welche ich nachher züchtete aus Samen, erhalten von 's Lands Plantentuin, dem botanischen Garten in Buitenzorg. Die andere hatte etwas dunkler grüne Blätter mit einem roten Rande, der oft bis 1 c.m. breit war, und zeigte auch viel Dunkelrot am Stengel, an den Blattscheiden und an den kegelförmigen Papillen auf den Fruchtklappen. Auch die Blüten waren etwas dunkler rot.

Beide Varietäten habe ich oft verwildert aufgefunden, besonders die mit rein grünen Blättern, in den Landschaften Langkat, Deli und Serdang, bis über 350 m. Höhe. Fast immer war es an Stellen, in deren Nähe früher Häuser von Europäern gestanden hatten.

Wäre schon damals Baur's „Einführung in die experimentelle Vererbungslehre" erschienen, wahrscheinlich hätte ich andere Varietäten gekreuzt, welche gewiss in mehr Erbeinheiten verschieden gewesen wären als die beiden verwilderten, die auf den ersten Anblick nur in einem

Punkt einen Unterschied zeigten. Theoretisch wichtiger wären, wie Baur[1]) angibt,. Kreuzungen von Rassen, welche sich in mehr als drei Erbeinheiten unterscheiden, um zu prüfen, ob die Mendelspaltung auf der Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhen kann oder nicht. *Canna indica* sollte nämlich generativ nur drei Chromosomen besitzen.

So einfach als ich es mir anfangs dachte, war die Sachlage jedoch nicht, denn allein der rote Rand der Blätter erforderte schon drei Faktoren und die rote Farbe der Früchte erwies sich wenigstens teilweise als unabhängig von denselben, sodass man mit einem Unterschied von mindestens vier Faktoren zu tun hat.

Nach freier Bestäubung gewonnene Samen der grünen Varietät, welche ich der Kürze halber mit G bezeichne, lieferten 26 sämtlich grüne Pflanzen, wovon 12 bis zur Blüte gezogen wurden. Die 49 Keimlinge der rotrandigen Varietät, weiterhin als R angedeutet, waren ausnahmslos alle rotrandig; 18 Sämlinge wurden ausgepflanzt. Viele Samen haben diese 30 Exemplare nicht erzeugt. Bei freier Bestäubung entstanden oft Früchte mit 10 bis 20 Samen, bei Isolierung in Pergaminbeuteln war die Ernte jedoch minimal oder meistens vertrockneten die jungen Früchte und fielen ab. Mit grosser Mühe erhielt ich von vier grünen Pflanzen reife Früchte, nämlich von den Nummern: G 3, G 5, G 11 und G 12 mit resp. 1, 1, 14 und 6 Samen. Die meisten waren jedoch taub und nur G 11 brachte es zu 8 Sämlingen, welche alle ausgepflanzt wurden.

Mit den „roten" ging es nicht viel besser. Nur zwei Exemplare erzeugten je zwei Früchte, R 4 mit 24 Samen und R 13 mit 20 Samen. Ausgangsmaterial waren also eine „grüne" Pflanze, G 11, und zwei „rote", R 4 und

[1]) S. 177—180.

R 13, deren Samen alle nach Selbstung der Blüten gewonnen waren.

Die Abkömmlinge von G 11 waren alle 8 grün und ebenso waren noch 7 Kinder derselben Pflanze aus Samen von freibestäubten Blüten. Auch die zweite und dritte Generation lieferte nur grüne Exemplare und zwar in genügender Anzahl um der Reinheit ganz versichert zu sein.

Tabelle I.

Die Nachkommen der grünen Pflanze G 11.

Generation.	Anzahl Mutterpflanzen.	Anzahl Kinder.
F 1	1	8
F 2	5	39
F 3	7	93
F 4	1	25
		Total 165

Die Kinder der beiden rotrandigen Exemplare erwiesen sich bald nach der Keimung als „rote" und „grune" Individuen, aber das Verhältnis war für die beiden Mütter verschieden. R 4 hatte 9 rote und 4 grüne Kinder, R 13 umgekehrt viel mehr grüne als rote, nämlich 12 grüne und 5 rote. Die Anzahl ist zu klein um von der Art der Spaltung etwas sagen zu können und leider waren bei den Nachkommen der folgenden Generationen die Zahlen oft nicht viel grösser und die Verhältnisse nicht deutlicher, wie die folgende Übersichtstabelle II zeigt:

Ausser einigen nicht recht verständlichen Verhältnissen — wie z. B. 63 rotrandig : 9 grün — hat Spaltung stattgefunden nach 3 : 1, nach 9 : 7 und nach 27 : 37. Man darf darum erwarten, dass das Merkmal des roten Blattrandes auf drei Faktoren beruht und dass man die „rote" *Canna* homozygotisch vorstellen kann als A A B B C C und die grüne G 11 als a a b b c c, falls sie rein ist.

Da R 4 (9 rot und 4 grün), R 4-1 (27 rot und 10 grün), R 4-1-1 (19 rot und 7 grün) und schliesslich auch die

Tabelle II.

Spaltung der Nachkommen der rotrandigen Pflanze R 4.

Mutter	Kinder				Stimmt am besten mit Spaltung nach:	Theoretisch	
	Generation	Anzahl	rotrandig	grün		rotrandig	grün
R 4	F 1	13	9	4	3 : 1	9,75	3,25
R 4-1	F 2	37	27	10	3 : 1	27,75	9,25
R 4-1-1	F 3	26	19	7	3 : 1	19,5	6,5
R 4-1-1-1	F 4	13	10	3	3 : 1	9,75	3,25
R 4-1-4	F 3	38	24	14	?		
R 4-1-5	„	58	35	23	?		
R 4-1-6	„	59	44	15	3 : 1	44,25	14,75
R 4-1-7	„	34	22	12	?		
R 4-1-8	„	39	22	17	9 : 7	21,9	17,1
R 4-1-11	„	269	146	123	9 : 7	151,3	117,7
R 4-1-12	„	46	46	0	—	—	—
R 4-1-13	„	88	69	19	3 : 1	66,0	22,0
R 4-1-14	„	91	53	38	9 : 7	51,2	39,8
R 4-2	F 2	1	0	1	?		
R 4-3	„	26	14	12	9 : 7	14,6	11,4
R 4-3-3	F 3	37	20	17	9 : 7	20,8	16,2
R 4-3-8	„	6	2	4	?		
R 4-4 frei	F 2	4	4	0	—	—	—
R 4-7 „	„	6	6	0	—	—	—
R 4-8	„	4	1	3	?		
R 4-8-1	F 3	32	24	8	3 : 1	24,0	8,0

Tabelle IIa.
Spaltung der Nachkommen der rotrandigen Pflanze R 13.

Mutter	Kinder				Stimmt am besten mit Spaltung nach:	Theoretisch	
	Generation	Anzahl	rotrandig	grün		rotrandig	grün
R 13	F 1	17	5	12	?		
R 13-1	F 2	29	20	9	3 : 1	21,75	7,25
R 13-1-4	F 3	5	3	2	?		
R 13-1-13	„	17	7	10	27 : 37	7,2	9,8
R 13-2	F 2	26	11	15	27 : 37	11,0	15,0
R 13-2-1	F 3	22	16	6	3 : 1	16,5	5,5
R 13-2-2	„	31	21	10	?		
R 13-2-3	„	72	63	9	?		
R 13-2-4	„	25	18	7	3 : 1	18,75	6,25
R 13-2-6	„	55	31	24	9 : 7	30,9	24,1
R 13-2-7	„	70	41	29	9 : 7	39,4	30,6
R 13-2-9	„	40	23	17	9 : 7	22,5	17,5
R 13-2-10	„	9	5	4	9 : 7	5,1	3,9
R 13-2-11	„	7	7	0	—	—	—
R 13-3	F 2	8	6	2	3 : 1	6,0	2,0
R 13-3-1	F 3	22	11	11	9:7? 27:37?		
R 13-3-3	„	2	0	2	?		
R 13-3-4	„	33	26	7	3 : 1	24,75	8,25
R 13-3-5	„	23	19	4	3 : 1	17,25	5,75
R 13-4	F 2	5	5	0	—	—	—
R 13-4 frei	„	14	14	0	—	—	—
R 13-4-1	F 3	9	9	0	—	—	—
R 13-4-2	„	3	3	0	—	—	—
R 13-4-4	„	52	52	0	—	—	—
R 13-4-5	„	19	19	0	—	—	—
R 13-5 frei	F 2	7	7	0	—	—	—

4. Generation R 4-1-1-1 (10 rot und 3 grün) spalten nach 3 : 1, muss R 4, wenigstens wenn man annimmt, dass die drei Faktoren unabhängig von einander sind, für einen dieser drei Faktoren heterozygotisch sein und homozygotisch für die beiden anderen, z. B. A a B B C C, was in der folgenden Generation 1 A A B B C C : 2 A a B B C C 1 a a B B C C gibt. Aber dan müssen auch alle Abkömmlinge von R 4, welche nicht rein rot oder grün sind, spalten nach 3 : 1. R 4-1-11 spaltet jedoch nach 9 : 7 (146 rot und 123 grün) und R 4-1-14 ebenso (53 rot und 38 grün). Diese beiden würde man dann z. B. als A a B b C C oder A a B B C c vorstellen können, weil sie offenbar für zwei Faktoren statt eines heterozygotisch sind. Da A a B b C C nicht ohne weiteres aus A a B B C C hervorgehen kann, sollte man glauben, dass die Vorstellung A a B B C C für R 4 unrichtig wäre und dass auch R 4 für mindestens zwei Faktoren heterozygotisch wäre, sich aber benommen hätte, als wäre sie es nur für einen Faktor und dass also die zwei Faktoren nicht unabhängig von einander gemendelt hätten.

Bei Anwendung derselben Beweisführung für R 13-1, die auch nach 3 : 1 spaltet (20 rot und 9 grün), während R 13-1-13 Spaltung nach 27 : 37 zeigt (7 rot und 10 grün), kommt man zu dem Schluss, dass R 13-1 in drei Faktoren heterozygotisch gewesen ist und dennoch spaltete wie ein Bastard, der nur eine Erbeinheit halb-repräsentiert besass, m. a. W. die drei Erbeinheiten waren nicht unabhängig, sondern verbunden als wären sie nur eine einzige.

Von vornherein muss ich zugeben, dass das Verhältnis 27 : 37 nur zweimal vorhanden ist und in beiden Fällen bei recht kleiner Anzahl Individuen, 17 und 26. Doch glaube ich an der Richtigkeit nicht zweifeln zu dürfen, da auch in der F 2 der Kreuzungen von homozygotisch „rot" mit dito „grün" dasselbe Verhältnis wiederkehrt in Fällen

mit 222 und 195 Exemplaren und dabei in sehr genauer Übereinstimmung mit den theoretischen Zahlen. Auch erscheinen wieder die Verhältnisse 3 : 1 und 9 : 7, sodass die Spaltungen der Kreuzungen die der Linien R 4 und R 13 bestätigen. Wäre das nicht der Fall gewesen, so hätte ich besser vom Verhältnis 27 : 37 nicht gesprochen, zumal weil es noch viele Zahlen gibt, welche nur mit Hilfe einer Koppelungshypothese oder mit einer Verschiedenwertigkeitsannahme verständlich gemacht werden können. Ob Verschiedenwertigkeit der Merkmale, wie Zederbauer [1]) sie von *Pisum* mitteilt, auch bei *Canna* vorliegen kann, weiss ich nicht; neue Versuche werden es zeigen. Auch könnte vielleicht dann und wann in einem Individuum die Spaltung für Blüten verschiedenen Alters wechseln, sodass die Kinder einer Pflanze teilweise durch Spaltung nach 9 : 7, zum Teil auch nach 27 : 37 oder 3 : 1 entstanden sein könnten, wie es tatsächlich für Schwesterpflanzen, von übrigens gleicher Konstitution, stattgefunden hat. Näheres hierüber bei den Kreuzungen.

* * *

Die aus R 4 und R 13 abgespalteten grünen Pflanzen stimmen aber nur in einem Teil der Individuen mit denen der reinen Linie G 11 überein, obwohl man an den grünen Keimlingen keinen Unterschied von G 11 beobachten kann. Bei vielen war nachher etwas Rot am oberen Stengelteil zwischen den Blüten und auch ein wenig Rot an den unreifen Früchten recht deutlich. Weniger auffällig, aber doch gut sichtbar, war bei solchen Exemplaren ein rotes Rändchen, nicht viel mehr als ein Millimeter breit, und am besten zu beobachten an jungen noch eingerollten Blättern oder an der Spitze von eben aufgerollten. Falls das rote Rändchen schlecht zu erkennen ist, verraten die

[1]) Zederbauer, E., Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Pisum sativum. Ztschr. f. Pflanzenzüchtung II. p. 1—26, 1914.

Pflanzen sich durch einige feinen roten Striche an der Aussenseite der Blattscheiden und durch das Rot der Hochblätter. An den Keimlingen kann man von allen diesen Differenzen gar nichts sehen, jedenfalls nicht den feinen roten Blattrand, sodass man alle grünen Exemplare auspflanzen muss um sie abzählen zu können. Erst völlig sicher ist die Zählung, wenn die Pflanzen blühen.

Beim Anfang des Versuches habe ich viel zu wenig grüne Pflanzen behalten um über ihre Spaltung urteilen zu können. Auch fehlte mir im eigenen Garten der Raum dazu. Nachdem der Direktor der Deli Proefstation mir erlaubte einige zeitweilig unbestellten Parzellen der Versuchsfelder zu benutzen, konnte ich alle Sämlinge auspflanzen und auf diese Weise zuverlässigere Zahlen bekommen, wofür ich Herrn Dr. L. P. de Bussy hier gern meinen Dank abstatte.

Die Kinder dieser abgespalteten grünen Pflanzen waren ohne Ausnahme alle grün. Es waren 333 Exemplare von 22 Müttern, welche selbst in der 1. Generation aus R 4 und R 13 hervorkamen. Auch die 2. Generation war ganz grün, 233 Stück von 9 Mutterpflanzen, zusammen also 566 Individuen.

Jede grüne Pflanze, welche mit G 11 übereinstimmte, brachte nur solche Kinder hervor; sie hatten alle einen farblosen Rand (sind aber darum genotypisch der G 11-Linie noch nicht gleich).

Tabelle III.

Kinder von „grünen" Müttern, welche selbst aus Exemplaren mit breitem rotem Rande abgespaltet sind.

Mutterpflanze	Die Anzahl Kinder		
	gepflanzt.	mit farblosem Rande	mit schmalem rotem Rande
R 4-3 (grün) -5	15	14	0
R 13-1 (grün) -3	29	12	0
R 13-1 (grün) -6	7	7	0
R 13-2 (grün)	6	6	0
R 13-2 (grün) -1	10	6	0
R 4-1-1 (grün)	17	16	0
R 4-3-3 (grün)	42	42	0
R 4-3-5 (grün)	4	4	0
R 13-1-4 (grün)	22	2	0
Total	152	109	0

Die Pflanzen mit schmalem rotem Rande waren für dieses Merkmal offenbar zum grössten Teile heterozygotisch, denn sie spalteten etwa im Verhältnis 3 : 1 in Exemplaren mit dem roten Rändchen und mit farblosem Rande.

Tabelle IV.

Kinder von Müttern mit einem schmalen roten Rande.

Mutterpflanze	Die Anzahl Kinder		
	gepflanzt	mit schmalem rotem Rande	mit farblosem Rande
R 4-2 (grün) -3	46	35	11
R 4-8-1 (grün)	5	2	0
R 13-1-1 (grün)	35	27	8
R 13-2-1 (grün)	18	8	6
R 13-2-9 (grün)	58	10	5
R 13-3 (grün)	8	8	0

Dass wirklich eine Pflanze mit schmalem rotem Rändchen sich in 1 Erbeinheit von der Linie G 11 unterscheidet, lehren die Kreuzungen, ebenso wie diese bestätigen, dass drei Erbeinheiten nötig sind für die breiten roten Ränder und dass die drei nicht immer unabhängig mendeln.

* * *

Die Kreuzungen.

In den meisten Fällen war die Anzahl reife Samen nach Kreuzung, ebenso wie nach Selbstung, sehr klein und wiederholt blieb die Bestaübung ohne jeden Erfolg. Bei den homozygotisch breit-rotrandigen Pflanzen gelangen jedoch die Kreuzungen mit Pollen von homozygotisch „grünen" einige Male besser als die Bestäubung mit eigenem Pollen.

Gekreuzt wurde:

a). rein grün, G 11, mit „rot" und umgekehrt.

b). abgespaltete grüne Pflanzen mit „rot" und umgekehrt.

c). rein grün, G 11, mit abgespaltet grün und reziprok.

Man sehe Tabelle V, folgende Seite.

Die Zahlen der Nummern 28 und 33 lassen vermuten, dass R 13-4 homozygotisch rot war und ebenso weisen die der Nummern 35 und 34 auf die Reinheit von R 4-7 hin. Ersteres stimmt, denn alle Kinder und Enkel von R 13-4, 102 Stück, sind rot und auch Samen von R 13-4, nach freier Bestäubung gewonnen, gaben 14 rotrandige Keimlinge. Von R 4-7 war ich nach öfters wiederholten Versuchen nicht so glücklich auch nur einen einzigen aus Selbstbestäubung hervorgehenden Samen zu gewinnen. Die ganze Ernte dieser Pflanze, welche ziemlich reich geblüht hat, war nach freier Bestäubung 6 Samen. Alle diese keimten und lieferten nur rote Keimlinge. — Die übrigen als Vater oder Mutter verwendeten roten Exemplare müssen Bastarde gewesen sein, was die Tabelle II auch bestätigt.

Die zweite Generation der Nummern 28, 33, 35 und 34,

Tabelle V.
Die Kreuzungen. Die F 1.

No.	Kreuzung	Samen	Keimlinge	„rot"	grün
	a). rein grün und „rot".				
26	(G 11-1) × (R 4-2)	4	2	1	1
25	(G 11-1) × (R 13-1)	2	2	1	1
27	(G 11-2) × (R 13-2)	8	6	1	5
28	(G 11-5) × (R 13-4)	9	4	4	0
31	(R 4-1) × (G 11-1)	13	8	3	5
35	(R 4-7) × (G 11-5)	12	8	8	0
32	(R 4-8) × (G 11-2)	35	31	20	11
36	(R 13-1) × (G 11-6)	12	10	5	5
33	(R 13-4) × (G 11-6)	6	3	3	0
	b). abgespaltet grün und „rot".				
30	(R 4-4 grün) × (R 4-1)	14	1	0	1
29	(R 13-4 grün) × (R 4-8)	18	14	3	11
34	(R 4-7) × (R 4-4 grün)	10	7	7	0
	c). rein grün und abgespaltet grün.				
37	(G 11-1) × (R 4-4 grün)	8	2	—	2
38	(R 4-1 grün) × (G 11-4)	2	1	—	1
40	(R 13-4 grün) × (G 11-6)	3	2	—	2
39	(R 13-6 grün) × (G 11-1)	17	10	—	10

mit nur roten Exemplaren in F 1, zeigte Spaltungszahlen, welche gar nicht mit einander übereinstimmen. Man darf erwarten die richtigen Verhältnisse am besten dort zu finden, wo die Anzahl Pflanzen am grössten ist, hier also bei den Nummern 142 und 145 der VI. Tabelle mit 222 resp. 195 Exemplaren. In beiden Fällen stimmen die theoretischen Zahlen so genau mit den gefundenen überein, dass man am der Richtigkeit des Verhältnisses 27 : 37 nicht

zweifeln kann: 93,6 : 128,3 steht sehr gut im Einklang mit 95 : 127 und ebenso 82,3 : 112,7 mit 83 : 112. Es sollte also Spaltung auftreten, nach 3 unabhängig mendelnden Erbeinheiten. In Bezug auf die Blattrandfarbe darf man

Tabelle VI.
Spaltung in der zweiten Generation nach Kreuzung von grünen und homozygotisch rotrandigen Exemplaren.

No.	Erste Generation	Anzahl		Von diesen waren		Stimmt am besten mit dem Verhältnis	Theoretische Zahlen	
		Samen	Keiml.	rot-rand.	grün		rotrand.	grün
55	(G 11-5) × (R 13-4) R 1	33	31	14	17	27 : 37	13,1	17,9
56	„ × „ R 3	59	51	29	22	9 : 7	28,7	22,3
57	„ × „ R 4	46	25	12	13	27 : 37?	10,5	14,4
63	(R 13-4) × (G 11-6) R 1	54	52	28	24	9 : 7	29,25	22,75
64	„ × „ R 2	40	39	21	18	9 : 7	21,9	17,1
142	(R 4-7) × (G 11-5) R 1	253	222	95	127	27 : 37	93,6	128,3
143	„ × „ R 2	62	23	10	13	27 : 37?	9,7	13,3
144	„ × „ R 3	32	18	8	10	27 : 37?	7,6	10,4
145	„ × „ R 4	214	195	83	112	27 : 37	82,3	112,7
146	„ × „ R 5	61	58	28	30	27 : 37?	24,5	33,5
147	„ × „ R 6	79	62	45	17	3 : 1	46,5	15,5
148	„ × „ R 7	92	77	36	41	27 : 37	32,5	44,5
61	(R 4-7) × (R 4-4 grün) R 1	22	18	7	11	27 : 37?		
58	„ × „ „ R 3	18	17	8	9	27 : 37?		
62	„ × „ „ R 5	17	13	9	4	3 : 1?		
59	„ × „ „ R 6	24	16	10	6	9 : 7?		
60	„ × „ „ R 7	41	38	18	20	27 : 37?	16,0	22,0

also homozygotisch rotrandig als A A B B C C vorstellen und homozygotisch grün als a a b b c c.

Die Zahlenverhältnisse 9 : 7 und 3 : 1 hatten bei den Linien R 4 und R 13 für sich nichts Sonderbares, das Vorhandensein von Formen wie A a B b C C oder A A B B C c war doch allerdings möglich. Sie wurden nur unverständlich, wenn man die Formeln aus einander ableiten wollte. Bei den Kreuzungen ist das Verhältnis 3 : 1 bei der Spaltung in F 2 aber ohne weiteres unbegreiflich, da die F 1, der „Zusammenstellung" nach, als A a B b C c geschrieben werden muss, wie No. 147, (R 4-7) × (G 11-5) R 6, wo von den 62 Individuen 45 rotrandig und 17 grün sind, und wahrscheinlich ach bei No. 62, (R 4-7) × (R 4-4 grün) R 5 mit 9 rotrandigen und 4 grünen Exemplaren. Ebenso erfordert das Verhältnis 9 : 7, welches in der VI. Tabelle sehr wahrscheinlich bei den Nummern 56, 63, 64 und 59 vorkommt, Aufklärung.

Vielleicht gibt die Hypothese, dass „die Bastardspaltung auf der Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhe" (Siehe Baur l. c. S. 179) einen Hinweis, in welcher Richtung wir eine Erklärung suchen können für die Tatsache, dass Individuen, welche für drei Faktoren Heterozygoten sind (A a B b C c und also spalten sollten nach 27 : 37), in Wirklichkeit spalten in Verhältnissen, als wären sie heterozygotisch nur für zwei Faktoren (A a B b, 9 : 7) oder sogar für einen (A a, 3 : 1).

Canna indica hat nach Wiegand [1]) in den Geschlechtszellen nur 3 Chromosomen. Die drei Faktoren, welche nur zu dreien die roten Ränder der Blätter verursachen, könnten, da sie verwandter Natur sind, in einem Chromosome „verkörperlicht" sein. Wenn aber die Chromosomen weniger als eine Kartothek aufgebaut sind und die drei Genen mehr

---

[1]) Bot. Gaz. Bd. 30, 1900.

unabhängig von einander auch über zwei oder drei Chromosomen verteilt sein könnten, so wäre die Folge, dass die Sexualzellen in diesen Fällen nicht alle dieselben Eigenschaften hätten.

Stellt man die drei Chromosomen der rotrandigen Pflanze vor als drei schwarze Kugeln, die der Linie G 11, rein grün, als weisse, so kann man die Sexualzellen der ersten Bastardgeneration sich vorstellen als die folgenden acht Figuren [1]).

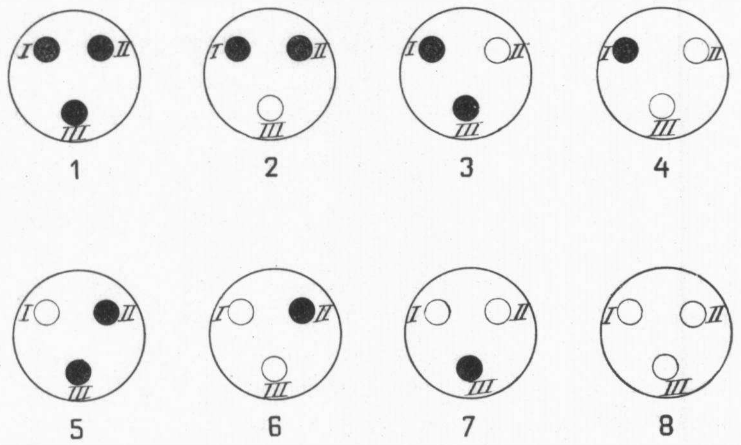


Fig. 1.

Die Verteilung der Genen A, B und C über die Chromosomen I, II und III kann sein:

1). Die Genen A, B und C alle in einem Chromosome, z. B. in I.

2). Die Genen A und B in einem Chromosome, z. B. in I und C in einem anderen z. B. in II.

3). Die drei Genen verteilt über die drei Chromosomen, z. B. A in I, B in II, C in III.

Durch Substitution kann man alle anderen möglichen Kombinationen niederschreiben, welche aber keine anderen

[1]) Baur l. c. S. 178.

Verhältniszahlen geben. In den als Beispiel gewählten Fällen schreibt man die Formel der acht Geschlechtszellen:

Figur	1. Fall	2. Fall	3. Fall
1	A B C	A B C	A B C
2	A B C	A B C	A B c
3	A B C	A B c	A b C
4	A B C	A B c	A b c
5	a b c	a b C	a B C
6	a b c	a b C	a B c
7	a b c	a b c	a b C
8	a b c	a b c	a b c
Anzahl verschiedener Sexualzellen:	2	4	8

Im 1. Falle bildet A a B b C c nur Eizellen und Pollenkörner von den Formeln A B C und a b c. Bei Selbstbestäubung muss also Spaltung nach 3 : 1 auftreten. Im 2. Falle entstehen viererlei Eizellen und viererlei Pollenkörner, also bei Selbstung 16 Kombinationen und Spaltung 9 rot : 7 grün. Im 3. Falle gibt es achterlei Sexualzellen und muss Spaltung nach 27 rot : 37 grün erfolgen.

Natürlich habe ich hiermit die Hypothese von dem Zusammenhang von Bastardspaltung und Reduktionsteilung nicht bestätigt, vielmehr diese Hypothese nur verwendet zur Erklärung der Verhältniszahlen der Spaltungen meiner *Canna*-Kreuzungen. Besonders deshalb muss ich genau prüfen, ob die Tatsachen vielleicht nicht mit der Theorie im Widerspruch stehen. Und dann wird man noch den Beweis verlangen, dass die G 11-Linie wirklich eine a a b b c c-Form ist und nicht einen oder zwei von den Faktoren homo- oder hetorozygotisch enthält. Wäre dies doch der Fall, so würde man bei unabhängiger Faktorenspaltung in F 2 dieselben Verhältniszahlen erwarten können.

Von den G 11-Pflanzen, welche für Kreuzungen mit homozygotisch rot verwendet wurden, hat G 11-5 die

meisten Nachkommen, nämlich 10 Kinder und 762 Enkel. Mit dieser G 11-5 wird es darum am leichtesten sein, zu beweisen, dass sie wirklich eine a a b b c c-Form war, obwohl in F 2 Spaltung nach 3 : 1, 9 : 7 und 27 : 37 auftritt. Die genannten Verhältniszahlen fordern, dass Geschlechtszellen von der Konstitution a b c gebildet gewesen sind, sonst wäre die Spaltung nach 27 : 37 unmöglich gewesen. Und weil der Faktor C, schmalrotrandig, sicher fehlt, hätte G 11-5 höchstens A und B heterozygotisch besitzen können, also eine A a B b c c sein. Die Geschlechtszellen wären dann vorzustellen gewesen als: A B c, A b c, a B c und a b c. Nimmt man Unabhängigkeit an, so würde nach Kreuzung mit A A B B C C Folgendes stattfinden:

A B c × A B C	→	A A B B C c	→	Spaltung	nach	3 : 1
A b c × A B C	→	A A B b C c	→	„	„	9 : 7
a B c × A B C	→	A a B B C c	→	„	„	9 : 7
a b c × A B C	→	A a B b C c	→	„	„	27 : 37.

Von je vier F 1-Pflanzen sollte eine nach 3 rot : 1 grün spalten, zwei nach 9 : 7 und eine nach 27 : 37. Das Verhältnis dieser Spaltungsmodi 1 : 2 : 1 bringt mit sich, dass nur ein Viertel der F 1-Exemplare nach 27 rot : 37 grün spaltet. Statt des Verhältnisses $2^1/_2 : 5 : 2^1/_2$ für die 10 F 1-Pflanzen zeigt uns die Tabelle VI, dass die G 11-5-Kreuzungen in F 2 nur einmal das Verhältnis 3 : 1 ergeben haben, auch nur einmal 9 : 7 und acht mal 27 : 37, also 1 : 1 : 8, d. h. dreimal soviel nach 27 : 37 als zu erwarten ist mit der Formel A a B b c c und fünfmal zu wenig nach 9 : 7. Das macht die Vorstellung A a B b c c recht unwahrscheinlich.

Da A a b b c c und a a B b c c mit A A B B C C gekreuzt bei Unabhängigkeit der Faktoren nur Spaltung nach 9 : 7 und 27 : 37 ergeben können, und tatsächlich doch auch 3 : 1 einmal vorkommt, sind auch diese beiden Formeln unrichtig und bleibt nur a a b b c c als möglich übrig.

Die Prüfung der Übereinstimmung von Theorie und Tatsachen umfasst die folgenden Punkte.

1. Die Anzahl Exemplare der F 2 in der Tabelle VI ist oft sehr klein. Wahrscheinlich aber wird man keine grossen Irrtümer begehen, wenn man die Fälle mit mehr grün als rot betrachtet als Spaltungen nach 27 rot : 37 grün; diejenigen Fälle mit etwas mehr rot als grün als Spaltungen nach 9 rot ; 7 grün; schliesslich solche, wo die roten mehr als das zweifache der grünen betragen, als Spaltungen nach 3 : 1. Wenn man dann die Zahlen für diese drei Kategorien zusammen nimmt, so ist die Übereinstimmung zwar nicht tadellos, aber doch sicher hinreichend; nämlich:

Spaltung nach 3 : 1,	gefunden:	54 rot,	21 grün.
	berechnet:	56,25 „ ,	18,75 „
„ „ 9 : 7,	gefunden:	88 „ ,	70 „
	berechnet:	88,9 „ ,	69,1 „
„ „ 27 : 37,	gefunden:	319 „ ,	403 „
	berechnet:	304,6 „ ,	417,4 „

2. Nimmt man an, dass (R 4-7) × (G 11-5) R 6 nach 3 rot : 1 grün spaltet, weil alle drei Genen A, B und C in einem Chromosome gelungen sind, so müssen die grünen Keimpflanzen sich erwachsen als ganz grün (a b c) zeigen und keine einzige darf nachher einen schmalen roten Blattrand besitzen. Alle 17 Sämlinge sind gepflanzt worden, leider aber starben 11 infolge des ausserordentlich feuchten Wetters (Oktober 1913 295 m.m. Regen, November 227 m.m., Dezember 330 m.m., wobei einmal 129 m.m. in einer Nacht). Die übrigen sechs waren tatsächlich ganz grün. Das stimmt also, aber es ist ohne Weiteres kein Beweis für die Abhängigkeit der Faktoren A, B und C, denn bei Annahme der Unabhängigkeit und der Bastardnatur der G 11-5, als A a B b c c, würden auch aus A A B B C c nur grüne Keimlinge abspalten, welche später keinen schmal-roten Rand zeigen können. Wir wissen

aber, dass G 11-5 nicht eine solche Formel haben kann.

3. Anders ist es bei den Spaltungen nach 27 rotrandig : 37 grün; da darf man erwarten, dass unter den grünen Keimpflanzen nur ein Teil ganz grün ist und andere den Faktor C für den schmalen roten Rand besitzen. Von je 64 Pflanzen der 2. Generation würden 16 ganz grün sein und 37 — 16 = 21 schmal-rotrandig. Von 125 grünen keimlingen aus (R 4-7) × (G 11-5) R 1, teilweise in meinem Garten, zum Teil in den Versuchsfeldern der Deli Proefstation ausgepflanzt, erhielt ich 51 erwachsene Pflanzen. Von diesen waren 30 mit schmalem rotem Rande und 21 mit farblosem. Nach dem Verhältnis 21 : 16 hätte das 28,9 und 22,1 sein müssen, was m. E. hinreichend übereinstimmt. Von (R 4-7) × (G 11-5) R 4 pflanzte ich 92, von dito -R 7 39 Exemplare. So viele gingen aber zu Grunde, dass die übrigen nur beweisen, dass wirklich Spaltung in grün und grün mit schmalem rotem Rande stattfindet. Für Bestimmung der Verhältnisse sind die Zahlen zu klein.

4. Bei den Kreuzungen von ganz grün mit abgespalteten grünen Pflanzen (Siehe Tabelle V) waren die jungen Individuen der F 1 ausnahmslos grün und in der Blütezeit zeigten sie sich zum Teil ohne jedes Rot, zum Teil als schmal-rotrandig und die F 2 blieb grün. Wären die Zahlen nur etwas grösser gewesen, so hätten wir hier schon den Beweis für das Fehlen der Faktoren A und B in der G 11-Linie. Jetzt kann man nur sagen, dass wirklich alle 15 Exemplare der vier Kreuzungen ganz grün waren, wie es der Theorie nach sein sollte.

5. Bei den grünen Pflanzen, in F 2 nach 27 : 37 abgespaltet (Tabelle VI), müssen die Faktoren A, B oder C allein oder zu zweien in den meisten Individuen vorhanden sein. Die 37 grünen von je 64 Kinder einer geselbsteten Pflanze der Formel A a B b C c gehören dann zu 19 verschiedenen Merkmalskombinationen und bilden je nach

ihrer Beschaffenheit 1,2 oder 4 Arten von Eizellen und Pollenkörnern. Wenn man ihre Symbole für alle 19 aufschreibt und der Kürze halber, nur solche Kombinationen macht bei welchen alle oder ein Teil der Verbindungen die Faktoren A, B und C wenigstens einmal zugleich enthalten, so findet man die folgenden Möglichkeiten:

a. alles breit rotrandig, z. B. bei AABBcc × AAbbCC
b. Spaltung: 3 rot : 1 grün, „ „ AaBBcc × AabbCC
c. „ 1 „ : 1 „ , „ „ AaBBcc × aaBBCC
d. „ 3 „ : 5 „ , „ „ AaBbcc × aaBbCC
e. „ 1 „ : 3 „ , „ „ AaBbcc × aabbCC
f. „ 3 „ : 13 „ , „ „ AaBbcc × aaBbCc
g. „ 1 „ : 7 „ , „ „ AaBbcc × aabbCc
h. alles grün, „ „ AaBbcc × aabbcc

Die Kreuzungen werden von je 16 Kindern also 16, 12, 8, 6, 4, 3, 2 oder 0 breit-rotrandige Exemplare ergeben. Darum muss man recht grosse Sämereien verwenden um mit Sicherheit die Art der Spaltung bestimmen zu können, denn fast immer werden die gefundenen Zahlen wohl so ungefähr mit einem der genannten Verhältnisse übereinstimmen. Von den acht möglichen Fällen erhielt ich mit vier Kreuzungen nur die beiden äussersten, einmal alles breit-rotrandig und dreimal alles grün.

Tabelle VII.

Kreuzung von grünen Exemplaren der F 2, alles Kinder derselben F 1-Mutterpflanze (R 4-7) × (G 11-5) R 1, (Spaltung 27 : 37).

Mutter	Vater	Kinder	
		breit-rotrandig	mit ungefärbtem Rande
No. 2, schmal rotrand.	No. 41, Rand farblos	0	46
„ 15, „ „	„ 19, „ „	51	0
„ 21, Rand farblos	„ 31, schmal rotrand.	0	31
„ 33, schmal rotrand.	„ 21, Rand farblos	0	30

Im Widerspruch mit der Theorie ist das eigentümliche Fehlen jeder Spaltung aber nicht.

6. Die Kreuzungen der Tabelle V von grünen mit rotrandigen Exemplaren, welche für 1, 2 oder 3 Faktoren heterozygotisch sind, müssen schliesslich noch beurteilt werden. Die meisten lieferten jedoch so wenig Keimpflanzen, dass es besser ist von ihren Zahlenverhältnissen gar nicht zu reden. Nur einige dürfen berücksichtigt werden.

No. 27. (G 11-2) × (R 13-2) gibt 1 rote und 5 grüne Pflanzen. G 11-2 sollte a a b b c c sein, R 13-2 spaltet nach 27 rot : 37 grün, die Formel ist also A a B b C c. Die Kreuzung müsste demnach 1 rotes gegen 7 grüne Exemplare ergeben.

No. 32. (R 4-8) × (G 11-2) lieferte 20 rote und 11 grüne Exemplare. Leider ist R 4-8 unbestimmbar (1 rotrandig und 3 grün). Wenn keine Koppelung stattgefunden hat, sind die Zahlen nicht recht verständlich und wenn es Spaltung nach 3 : 1 vorstellt, muss man für die Reinheit der G 11-2 fürchten, denn mit a a b b c c war Spaltung nach 1 rot : 7 grün, 1 rot : 3 grün oder 1 rot : 1 grün zu erwarten.

No. 36. (R 13-1) × (G 11-6) ergab 5 rote und 5 grüne Keimlinge. R 13-1 ist wahrscheinlich eine A A B B C c oder A a B B C C (20 rot und 9 grün). Mit G 11-6 als a a b b c c muss Spaltung nach 1 rot : 1 grün stattfinden, was auch der Fall ist.

No. 39. (R 13-6 grün) × (G 11-1). Von den 10 Pflanzen waren 5 schmal-rotrandig und 5 ganz grün. R 13-6 grün ist heterozygotisch schmal-rotrandig, C c, denn sie spaltet für dieses Merkmal (3 mit und 2 ohne schmale rote Rändchen). G 11-1 ist c c zu schreiben und Spaltung nach 1 : 1 muss erfolgen, was stimmt.

Mit Ausnahme der No. 32 stützen also die Ergebnisse der Kreuzungen von heterozygoten mit ganz grünen Individuen die Schlussfolgerung, dass die beiden Formen um drei Einheiten verschieden sind, bringen aber jedes für

sich nicht den sicheren Beweis, dass die G 11-Linie eine a a b b c c-Form ist.

Die 3. Generation bringt uns leider nicht viel weiter. Ganz wie bei den immer geselbsteten Linien R 4 und R 13 und bei der F 2 der Kreuzungen kommt ach bei der F 3 ein Zahlenverhältnis vor, das weder mit Abhängigkeit noch mit Unabhängigkeit der Faktoren verständlich wird, nämlich 6 rot und 22 grün. Auch waren recht viele Individuen steril.

Tabelle VIII.
Spaltung in der dritten Generation nach Kreuzung von grünen und homozygotisch roten Exemplaren.

No.	Zweite Generation	Anzahl		Von diesen waren		Verhältnis
		Samen	Keiml.	rot-rand.	grün	
203	(G 11-5) × (R 13-4) R 1-1	52	33	23	10	3 : 1?
186	„ × „ R 3-1	41	27	11	16	27 : 37?
187	„ × „ „ -4	28	24	24	0	
188	„ × „ „ -6	42	34	23	11	3 : 1?
189	„ × „ „ -12	3	2	2	0	?
190	„ × „ „ -15	1	1	1	0	?
191	„ × „ „ -16	1	1	1	0	?
192	„ × „ „ -19	18	17	13	4	3 : 1
193	„ × „ „ -20	1	1	1	0	?
205	„ × „ R 4-1	37	28	23	5	3 : 1?
194	(R 4-7) × (R 4-4 grün) R 3-1	33	23	9	14	27 : 37?
195	„ × „ „ „ -2	2	2	1	1	?
196	„ × „ „ „ -3	30	28	6	22	?
197	„ × „ „ „ -4	5	4	4	0	?
198	„ × „ „ „ -7	6	6	4	2	?
199	„ × „ „ „ -8	47	44	17	27	27 : 37?

Dass alle „grünen" Exemplare, aus Kreuzungen hervorgegangen, nach Selbstbefruchtung unter ihren 119 Kindern kein einziges rotes erzeugten, ist selbstverständlich und dass bei den schmal-rotrandigen „grünen" zum Teil Spaltung eintrat, braucht weiter nicht besprochen zu werden.

Alles im allem, kann biss jetzt Folgendes festgestellt werden:

1. Die rotrandigen *Canna*-Exemplare R 4 und R 13 spalten in auf einander folgenden Generationen nach drei verschiedenen Verhältnissen, 3 rotrandig : 1 grün, 9 rotrandig : 7 grün und 27 rotrandig : 37 grün. Das findet nicht immer statt, wie man erwarten sollte, in der Reihenfolge der Generationen zuerst nach 27 : 37 und dann nach 9 : 7 und 3 : 1, sondern umgekehrt folgt einer Spaltung nach 3 : 1 bisweilen eine nach 9 : 7 oder 27 : 37. Das ist nur zu erklären durch Annahme der Abhängigkeit von zwei oder allen drei Faktoren der Blattrandfarbe, wodurch Individuen, welche für zwei oder drei Erbeinheiten Heterozygoten sind, sich zeigen als wären sie das nur für eine oder zwei.

2. Bei den Kreuzungen der homozygotisch rotrandigen Individuen mit grünen der G 11-Linie findet in F 2 ebenfalls Spaltung statt nach 27 : 37, 9 : 7 und 3 : 1. Das kann nur verursacht werden entweder durch das Vorhandensein von zwei der drei Faktoren in den grünen Pflanzen, welche zur Kreuzung verwendet wurden, oder durch dieselbe Abhängigkeit der Erbeinheiten, welche die R 4- und R 13-Reihen nach Selbstung demonstriert haben.

3. Die Annahme, dass die G 11-Linie nicht rein gewesen sei, ist recht unwahrscheinlich, weil in diesem Falle von den F 1-Exemplaren der Kreuzungen mit G 11-5, welche selbst dann eine AaBbcc-Form sein müsste, ein Viertel nach 3 : 1, die Hälfte nach 9 : 7 und ein Viertel nach 27 : 37 in F 2 spalten sollten. Das stimmt nicht mit dem Befunde, dass von 10 F 1-Individuen ein einziges spaltet nach 3 : 1, wieder ein einziges nach 9 : 7 und acht nach 27 : 37.

4. Auch die Tatsache, dass aus vier Kreuzungen von G 11-Kindern mit abgespalteten grünen Pflanzen kein einziges rotes Exemplar hervorging, macht die Unreinheit der G 11-Linie weniger wahrscheinlich, sodass ich es dafür halte, dass die Kreuzungen dieselbe Abhängigkeit der Erbeinheiten gezeigt haben als die R 4- und R 13-Linien.

5. Die vorliegende Abhängigkeit der Erbeinheiten ist in gutem Einklang mit Baur's Hypothese, dass die Bastardspaltung auf der Verteilung der väterlichen und der mütterlichen Chromosomen bei der Reduktionsteilung beruhe [1]).

* * *



Fig. 2. Zelle einer Samenknospenanlage mit 15 von den 16 Chromosomen sichtbar. ± 2800 ×.

[1]) Für den Fall, dass Koernicke recht hat bei der Behauptung, dass bei *Canna* statt drei acht Chromosomen vorhanden sind (Ber. d. d. bot. Ges. XXI, 1903, p. 66, Gen. versamml. Heft), sind Kreuzungen von Varietäten mit mehr als acht Unterschieden erwünscht. Ich habe schon eine *Canna glauca* gekreuzt mit R 13-4-3. Diese beiden Exemplare sind in mindestens zehn, wahrscheinlich in mehr, Erbeinheiten verschieden. Die ganze F 1 war nur ein einziges Individuum,

Andere Sippen haben andere Zahlenverhältnisse ergeben. Auf der Unternehmung Medan Estate, am Wege nach Bandar Klippa, hatte ich eine Stelle mit nur breitrotrandigen *Canna's* gefunden, welche in vielen Hunderten Exemplaren beisammen wuchsen, fast mit Verhinderung von jeder anderen Vegetation. Von den R 4 und R 13 (beide Bastarde!) waren sie dadurch verschieden, dass die Früchte noch röter waren, keine Spur grün war zwischen den Kegelchen zu sehen. Aus samen dieser Pflanzen erhielt ich nur rotrandige Exemplare, welche auch alle rote Früchte hatten.

Eines dieser, M 4, wurde bestäubt mit dem Pollen einer ganz grünen *C. indica*, erzogen aus Samen von Buitenzorg, B 2. Von den drei Samen keimten zwei. Die F 1 sah aus wie die Mutter, hatte breitrotrandige Blätter und rote Früchte. Die beiden Exemplare lieferten 625 und 165 Samen, von denen 538 und 145 Keimpflanzen erzogen wurden.

Tabelle IX.
Spaltung in F 2 der Kreuzung M 4 (rotrandig) × B 2 (grün).

Anzahl Samen		Keimpflanzen	rotr.	grün	Theoretisch bei Spaltung nach 27 : 37 und 9 : 7 — rotr.	Theoretisch bei Spaltung nach 27 : 37 und 9 : 7 — grün
(M 4 × B 2) R 1:	1. Saat 208	184	88	96		
	2. „ 155	124	60	64		
	3. „ 184	162	77	85		
	4. „ 78	68	30	38		
	Total 625	538	255	283	226,97	311,03
(M 4 × B 2) R 2:	165	145	77	68	81,56	63,44

das aber glücklicherweise recht fruchtbar ist, besser als viele Exemplare der R 4- und R 13-Linien. Ich hoffe die *Canna* bald auch cytologisch untersuchen zu können.

Acht Monate nachdem ich Obiges geschrieben hatte, konnte ich, auf

Für (M 4 × B 2) R 1 ist die Abweichung der Beobachtung von den zu erwartenden Verhältniszahlen viel grösser als der mittlere Fehler. Dieser ist mit $n = 500$ pro 64 Individuen 1,4135 [1]). Statt 27 ± 1,4135 : 37 ± 1,4135 ist gefunden 255 : 283 = 30,334 : 33,665. Die Abweichung 3,334 ist (mit $n = 538$) also fast $2^1/_2$ mal so gross als der mittlere Fehler.

Auch das Verhältnis schmalrotrandig : ganz grün ist nicht 21 : 16, wie es bei der Spaltung nach 27 : 37 sein sollte; es gab umgekehrt mehr Individuen mit farblosem Rande als schmalrotrandige, nämlich 30 und 27. Weil diese 57 Pflanzen die überlebenden sind von der 3. und 4. Saat, zusammen 123 Exemplare, so ergeben vielleicht die 30 und 27 nicht das richtige Verhältnis. Darum ist es wohl besser mit einer sonst leichten Erklärung für das Verhältnis 255 : 283 einstweilen zu warten, obwohl ich nicht leugnen darf, dass ich an eine Mischung der Spaltungsmodi 9 : 7 und 27 : 37 gedacht habe, da mit der Annahme einer Koppelung von zwei oder allen drei Faktoren die Übereinstimmung auch nicht tadellos wird.

Die Spaltung der 145 Kinder von (M 4 × B 2) R 2 ist 77 breit-rotrandig : 68 grün oder 8,496 : 7,503. Mit $n = 100$ ist der mittlere Fehler 0,7937 und mit $n = 250$ würde es 0,5020 sein. Letzteres ist fast genau der Abweichung 0,503 gleich. Die Übereinstimmung dieser Beobachtung mit der Theorie ist also genügend, aber das Verhältnis der schmalrotrandigen und der ganz grünen stimmt gar nicht. Statt 3 : 4 ist es 1 : 3, nämlich 14 schmalrotrandig und 42 mit farblosem Rande, während 12

Urlaub in Holland gekommen, in dem Laboratorium des Herrn Prof. Went in Utrecht die Chromosomenzahl meiner *Canna indica*-Varietäten bestimmen. In den vegetatieven Zellen war die Anzahl 16. Koernicke hat also recht gehabt.

[1]) Johannsen, W. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 1. Aufl. S. 405.

Exemplare gestorben sind. Wenn diese 12 alle schmalrotrandig gewesen wären — was doch nicht wahrscheinlich ist —, so wäre die Anzahl der ganz Grünen noch zu gross. Bis jetzt habe ich noch keine Veranlassung, hier an einen Unterschied in Fruchtbarkeit dieser beiden Phaenotypen zu denken, wie Tine Tammes[1]) es bei *Linum* beobachtet hat. Ich gebe nur die Tatsachen und warte mit der Theorie bis die 3. Generation. Ausserdem müssen mit folgenden Generationen derselben Sippen zur Kontrolle neue Kreuzungen gemacht werden. Wohl ist auch durch diese Kreuzungen sicher, dass bei *Canna indica* nicht bloss Mendelspaltung nach drei völlig unabhängigen Erbeinheiten vorliegt.

[1]) Tammes, Tine. De verklaring eener schijnbare uitzondering op de splitsingswet van Mendel. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam. Natuurk. afd. 1914, deel XXII.